

УДК 594.1

В. В. Анистратенко

**ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА
И ЭКОЛОГИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА
SHADINICYCLAS (BIVALVIA, SPHAERIIDAE) ***

Биология размножения сфериид изучена совершенно недостаточно. Только для нескольких видов этого обширного семейства имеются сколько-нибудь значительные данные (Митропольский, 1965; Dyduch-Falniowska, 1983; Heard, 1965 и др.). Наиболее полно изучен жизненный цикл *Sphaerium corneum* L. (Алимов, 1967; Thiel, 1926) лишь фрагментарные данные известны для *Shadinicyclas rivicola* Lamarck и *S. bourguignati* Lallemant et Servain (Стадниченко, 1984; Старобогатов, Корнюши 1986). Оба последних вида явились объектом настоящего исследования. Различаемы их, согласно А. П. Стадниченко (1982), по разной выпуклости створок.

Материал собран в р. Сырой Ташлык у с. Радивановка Каменского р-на Черкасской обл. с января 1984 г. по ноябрь 1985 г. На глинистом, сильно заиленном дне реки, с большим количеством неразложившихся растительных остатков моллюски образуют скопления до 2,5 тыс. особей на 1 м² (биомасса более 1,6 кг). В толще субстрата моллюски обнаруживаются до глубины 5—8 см. Ежемесячно проводили измерения (с точностью до 0,25 мм) 100—150 экз. моллюсков, добытых случайными пробами. Одновременно вскрывали не менее 30 экз. разновозрастных особей, подсчитывали измеряли эмбрионов, находящихся в выводковых сумках (марсупиях) и мантийной полости. С марта по ноябрь 1985 г. подобная работа параллельно проводилась с *S. rivicola* из р. Ольшанка в г. Городище Черкасской обл.

Для определения скорости роста моллюсков в капроновый садок (ячей 0,3 мм) помещали 100 экз. предварительно измеренных (с точностью 0,1 мм) и помеченных особей *S. rivicola*. Садок с моллюсками опускали на дно в прибрежном участке р. Ольшанка, в месте прежнего обитания животных. Через каждые 10 суток проводили повторные измерения. Эксперимент длился с 9.06. по 16.07.85 г.

1. Рост и размножение. Установлено, что длина только что родившихся моллюсков составляет не менее 4,5 мм. Эмбрионы такого размера обнаружены у моллюсков, имеющих длину раковины от 13,5—14,0 мм и более. Сформированные эмбрионы с длиной раковинки 0,5 мм найдены и у более мелких моллюсков, но длиной не менее 11,5 мм. Следовательно, *S. bourguignati* становится половозрелым, дорастая примерно до 60 % максимальной длины особей из данной популяции (20,6 мм). Это согласуется с данными для других моллюсков (Алимов, Голиков 1974). При 4—5 овисаках в полужабре и обычном числе эмбрионов в каждом из них (1—3) индивидуальная плодовитость *S. bourguignati* составляет 18—24 потомков (Старобогатов, Корнюшин, 1986). У одной «беременной» особи мы насчитывали обычно от 3 до 7 эмбрионов, максимум — 11. Длина их раковин колеблется в пределах 0,5—7,5 мм, максимум — 10,0 мм. У моллюсков, готовых к отрождению молодых, всегда находятся эмбрионы трех-четырех возрастных групп, что свидетельствует о порционном выходе яйцеклеток из гонад и порционном жеметывании молодых. То же наблюдал А. Ф. Алимов (1967) у *S. corneum* и В. И. Митропольский (1965) у *Musculium lacustre*.

По нашим предварительным данным, максимальные размеры эмбрионов и их количество положительно коррелируют с длиной раковины

* Название рода *Shadinicyclas* взамен *Cyclas*, установлено Я. И. Старобогатовым и А. В. Корнюшиным (1986).

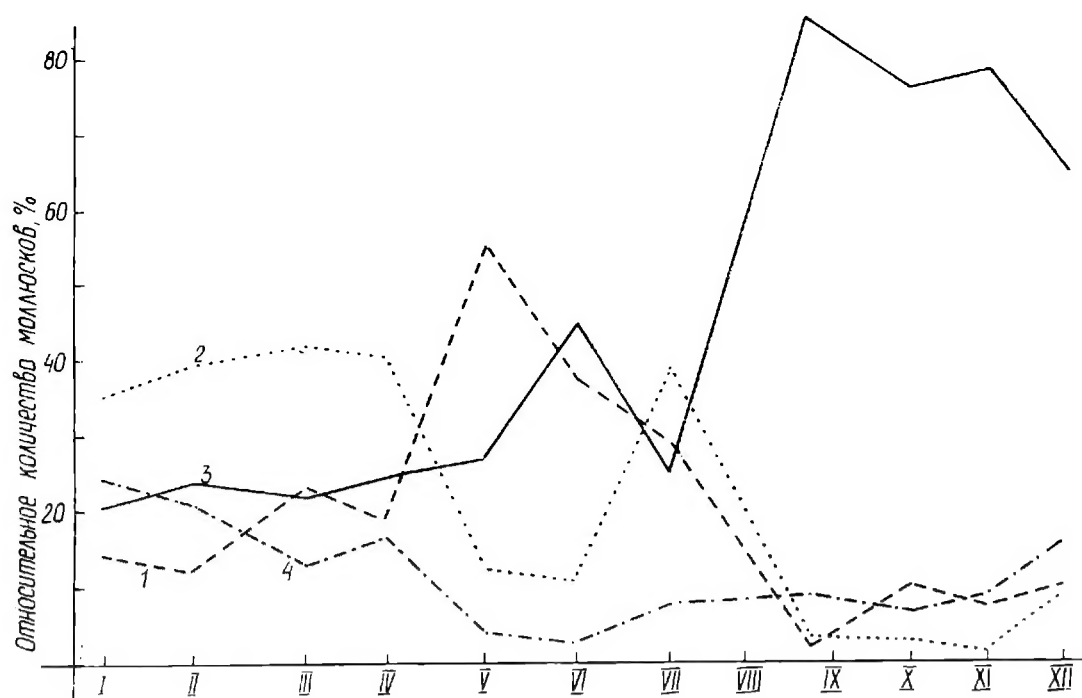


Рис. 1. Динамика численности *Cyclas bourguignati* разных возрастов в течение года: 1 — длина до 10,5 мм; 2 — 10,5–14,0; 3 — 14,0–17,6; 4 — более 17,0 мм.

материнского моллюска. Среди эмбрионов в марсупиях и мантийной полости обычно лишь один выделяется размерами. Размеры его не превышают 40 % от длины раковины материнской особи. При достижении этого размера эмбрион переходит к самостоятельному существованию. Дорастая до размеров половозрелых особей, моллюски включаются в процесс порционного рождения молоди наряду с особями, родившимися несколько ранее их и с продолжающими размножаться старыми особями. Таким образом, продуктивная часть популяции состоит одновременно из особей нескольких возрастных групп.

Для исследовавшихся в отношении жизненного цикла сфериид — *Musculium creplini* (Dunker), *S. corneum* (L.), *Euglesa henslovana* (Sherrard) — указывается наличие двух генераций в год: весенне-летней и осенне-весенней (Алимов, 1967; Митропольский, 1968). У исследуемой популяции *S. bourguignati* в течение года наблюдается один четко выраженный период массового размножения (май — июнь) наряду с относительно слабым круглогодичным размножением (рис. 1). Двух генераций, в том смысле, что родившиеся весной размножаются осенью того же года, а осенние особи после периода покоя размножаются весной следующего года, у моллюсков рода *Shadinicyclas*, по-видимому, не существует.

Наши экспериментальные определения скорости роста моллюсков рода *Shadinicyclas* и анализ расположения линий замедления нарастания раковины в зимний период позволяют утверждать, что эти моллюски живут несколько более года независимо от сезона их рождения. При этом средняя скорость роста летом составляет 0,036 мм/сут; у молодых особей несколько больше (до 0,04 мм/сут), у особей с длиной раковины более 15,0 мм — несколько меньше (около 0,025 мм/сут). Исходя из этих скоростей роста и при среднем размере «новорожденных» 5–6 мм, мы определяем время, необходимое для достижения максимального в данной популяции размера, около 1,06–1,08 года. Из-за замедления роста зимой этот срок должен быть несколько увеличен. Для достижения половозрелости (11,0 мм) и способности выметывать молодь (13,5–14,0 мм) моллюскам понадобится соответственно 5,0 и 6,3 мес. Таким образом, особи, родившиеся весной, начинают размножаться к осени, а не отмирают, как, например, *S. corneum* (Алимов, 1967).

У исследуемых видов, как и у *S. corneum* (Алимов, 1967), на раковинах имеются 3 линии замедления роста: момент «рождения»; начало

размножения; замедление или полная остановка роста в зимний период. У всех старых моллюсков (с длиной раковины более 17,0 мм) из линии задержки роста четко выделяется одна, самая выразительная, свидетельствующая о переживании ими зимы. Эта линия имеет характерные «зимние» слои нарастания раковины. Поскольку у *Shadinicyclas* перезимовывают разновозрастные моллюски, то и «зимние» линии у моллюсков с примерно одинаковыми длинами раковин располагаются на различных расстояниях от края створок. Это связано также с асимптотическим характером роста многих двустворок, установленным для устриц и дрейссен А. Ф. Алимовым (1974), а для ряда сфериид отмеченным А. П. Стадниченко (1979).

Круглогодично размножающиеся виды рода *Shadinicyclas*, как подавляющее большинство пойкилотермных животных, имеют весенний пик отрождения молоди. Образованию весеннего пика способствуют особенности популяционной структуры рассматриваемых видов. К концу апреля — началу мая старые особи, как и родившиеся летом и осенью прошлого года, содержат в мантийной полости готовых (и почти готовых) к отрождению эмбрионов. При этом родившиеся летом особи (как и старые) успевают часть потомства отродить зимой. В мае обе эти возрастные группы моллюсков интенсивно выметывают молодь. Некоторую растянутость периода массового появления молоди (до середины — конца июня) создает запаздывание размножения позднеосенних и зимних особей. Летом и в начале осени молоди появляется относительно немного. В марсупиях взрослых моллюсков содержатся в основном недостаточно зрелые эмбрионы, молодь же, родившаяся весной, быстро растет и переходит в группу половозрелых, но не способных еще отродить потомство. Та молодь, которая все же обнаруживается в популяциях *Shadinicyclas* летом, является, скорее всего, потомством «зимних» и первых «весенних» особей. Незначительность количества молоди летом довольно относительна из-за огромной доли средневозрастных моллюсков (рис. 1). На лето приходится максимум отмирания старых особей.

В исследованных популяциях *S. rivicola* и *S. bourguignati* нам удалось обнаружить более 20 достоверных случаев, когда в марсупиях еще не родившихся моллюсков находились сформированные эмбрионы. Один случай опишем подробнее. Из моллюска с длиной раковины 19,5 мм извлекли 10 эмбрионов, у одного из которых ($L=5,0$ мм) оказалось 3 эмбриона ($L=3,5$; 2,5; 1,0 мм). Самый крупный из этих неотеничных эмбрионов, в свою очередь, содержал одного эмбриона с $L=1,0$ мм. Подобных находок в нашем материале больше не было, поэтому трудно считать неотению второго порядка характерной для онтогенеза *Shadinicyclas*. Однако наличие неотении у этих моллюсков, по нашему мнению, бесспорно. На неотению у *S. corneum* обращал внимание М. Тиль (Thie 1926), А. П. Стадниченко (1984) указывает на созревание гонад *Neopisidium* раньше, чем завершается формирование сифонов.

2. Смертность в различных размерных классах. Смертность исследовали путем подсчета и измерения пустых раковин *S. bourguignati* в случайно взятых пробах из Радивановской популяции. При этом каждую створку (даже если они были соединены попарно) условно считали одной особью. Всего просмотрено 800 створок, которые распределены на 4 возрастные группы: от 5,0 до 10,5 мм (неполовозрелые особи); от 10,5 до 14,0 мм (половозрелые молодые); от 14,0 до 17,0 мм (взрослые, интенсивно размножающиеся) и длиной более 17,0 мм (старые особи) (рис. 2). Доля каждой группы соответственно составляет 27,3; 6,9; 54,7 и 13,6 %. Если за единицу принять долю I группы, это соотношение примет вид: 4 : 1 : 8 : 2. Как видно из графиков: средняя длина раковины, до которой дорастает *S. bourguignati* этой популяции, равна 16—17 мм. Довольно высока «детская» смертность. Отношение уровня смертности в III группе к таковому же в I може

оказаться полезным показателем при оценке возможностей популяции к самовоспроизведению и в ближайшем прогнозе изменения ее численности. Если соотношение больше 1,5—2, т. е. «детская» смертность относительно невелика, есть основание считать популяцию процветающей; при соотношении 1—1,5 — стабильное существование, без значительного увеличения численности; если «детская» смертность превышает смертность половозрелых особей — популяции грозит вымирание. Предлагаемый показатель представляется правомерным использовать при оценке состояния популяций любых других животных.

В заключение приведем некоторые сравнительные замечания, касающиеся жизненного цикла сфериид. Продолжительность жизни большинства изученных к настоящему времени видов не превышает одного года (Алимов, 1967; Стадниченко, 1984; *Dyduch-Falniowska*, 1983; *Heard*, 1965 и др.). При этом в популяциях этих животных одновременно находятся представители 1—2 поколений. В этом отношении моллюски рода *Shadinicyclas* стоят в семействе несколько обособленно: продолжительность их жизни более года; в популяциях одновременно присутствуют особи 3—5 поколений.

В жизненных циклах *S. rivicola* и *S. bourguignati* существенные различия не обнаружены. Механизмы репродуктивной изоляции этих видов при их совместном обитании неясны.

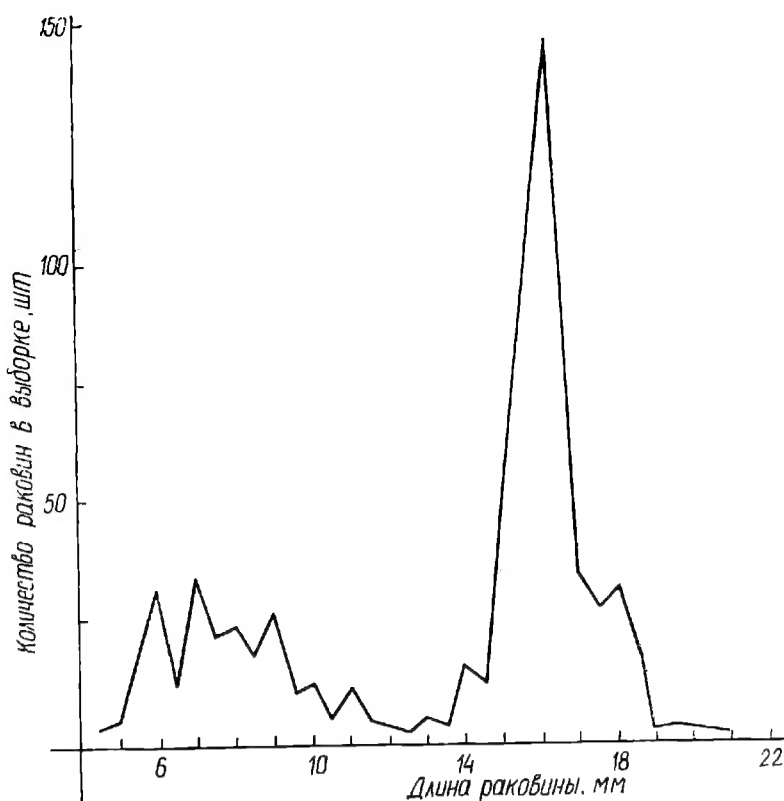


Рис. 2. Смертность *Cyclas bourguignati* в различных возрастных классах.

- Алимов А. Ф. Особенности жизненного цикла и роста пресноводного моллюска *Sphaerium corneum* L. // Зоол. журн.— 1967.— 46, вып. 2.— С. 192—199.
- Алимов А. Ф. Закономерности роста пресноводных двустворчатых моллюсков // Журн. общ. биологии.— 1974.— 35, № 4.— С. 576—589.
- Алимов А. Ф., Голиков А. Н. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков // Зоол. журн.— 1974.— 53, вып. 4.— С. 517—530.
- Митропольский В. И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению пересыхания у *Musculium lacustre* (Muller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных.— М.; Л.: Наука, 1965.— С. 119—124.
- Митропольский В. И. Жизненный цикл сфериид // Моллюски и их роль в экосистемах — Л.: Наука, 1968.— С. 58.
- Стадниченко А. П. Некоторые морфологические закономерности роста шаровковых // Вестн. зоологии.— 1979.— № 2.— С. 27—32.
- Стадниченко А. П. Новые и малоизвестные виды семейства Cycladidae фауны Украины. Сообщ. 2 // Там же.— 1982.— № 3.— С. 28—32.
- Стадниченко А. П. Перлівницеві. Кулькові. (Unionidae. Cycladidae) — К.: Наук. думка, 1984.— 384 с.— (Фауна України; Т. 29. Вип. 9).
- Старобогатов Я. И., Корнюшин А. В. Особенности яйцеживорождения и систематика сфериид (Bivalvia, Pisidioidea, Sphaeriumidae) // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных.— Л., 1986.— С. 30—41.— (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 152).
- Dyduch-Falniowska* A. Age structure of the populations of *Pisidium* species from two localities in Southern Poland // Hydrobiol. Bull.— 1983.— 17, N 2.— P. 111—117.
- Heard* W. H. Comparative life histories of North American pill clams (Sphaeriidae: *Pisidium*) // Malacologia.— 1965.— 2.— P. 384—411.
- Thiel* M. E. Vorläufige Mitteilung das Wachsthum und die Fortpflanzung von *Sphaerium corneum* L. in Hamburg Hafen // Mitt. Zool. Mus. Hamburg.— 1926.— 42.— S. 40—47.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 20.12.85